JOURNAL
OF
SOUTH AFRICAN BOTANY
VOL. 34

Published: 15TH MAY 1968

'n ANATOMIESE EN ONTOGENETIESE STUDIE VAN DIE WORTELS VAN SUID-AFRIKAANSE LILIACEAE:

III. DIE ONTOGENIE EN MORFOLOGIE VAN DIE VELAMEN EN DIE EKSODERMIS.*†

K. J. PIENAAR

(*Universiteitskollege Wes-Kaapland*)

ABSTRACT

The present work deals with the ontogeny and morphology of the velamen and the exodermis in the roots of nine species of the Liliaceae occurring in South Africa.

Velamen is the product of the protoderm. In the Liliaceae it is structurally very simple and is characterised mainly in being many-layered. Only in one species fibrillar wall thickenings and simple pits were observed in the cells of the velamen.

The velamen is delimited from the cortex by an exodermis which may be one- or many-layered. The exodermis is ontogenetically related to the cortex and not to the protoderm, and is composed of large and small cells. The latter are passage cells which usually possess protoplasmic contents and thin cell walls. In some species however, the passage cells have thick outer tangential walls. Simple pits may be present in the walls of exodermal cells.

Hyphae, belonging to some unknown fungus, were observed in the cells of the velamen of one species.

INLEIDING

Die ontwikkeling van 'n spesiale weefsel, die velamen, uit die protoderm van sommige monokotiele lug- en grondwortels is nou reeds algemeen bekend.

* Deel van 'n verkorte weergawe van 'n proefskrif goedgekeur vir die graad van Doktor in die Natuurwetenskappe aan die Universiteit van Stellenbosch, September 1965.

† Aanvaar vir publikasie 26 Februarie 1968.

Oor die strukturele kenmerke van die velamen bestaan daar egter nog heelwat meningsverskille.

In die huidige ondersoek is ’n studie gemaak van die velamen en die eksodermis by nege Suid-Afrikaanse soorte van die Liliaceae.

Uit die beskikbare literatuur is die eerste verwysing na velamen by die Liliaceae deur Rywosch (1909) en wel vir *Agapanthus umbellatus* (nou *A. Africanus* (L.) Hoffmgg.).

Haberlandt (1914) gee ’n algemene oorsig van die velamen by monokotiele. Die velamen is die produk van die protoderm en kan soms een sellaag breed wees. Die selwande word versterk deur spiraalvormige verdikkings wat ewewydig of netvormig kan wees. Daar word ook vasgestel dat sg. dekselle aanwesig is in die velamen, direk aan die buitekant van die deurlaatselle in die eksodermis.

In verband met die velamen verwys Goebel (1922) ook na *Agapanthus umbellatus* asook na ander monokotiele. Hy steun die bevindings van Haberlandt (1914) maar beklemtoon die noodsaaklikheid van ’n deeglike ondersoek na die velamen by grondwortels.

Arber (1925) beskryf die velamen by *Asparagus sprengeri* as ’n haardraende laag (“piliferous layer”) bestaande uit dooie, leë selle wat soms delikate, netvormige wandverdikkings besit.

Pax en Hoffmann (1930) skryf: „Bei vielen Amaryllidaceen ist wie bei manchen Liliaceen an dem Wurzeln ein mehrschichtiges Velamen aus toten Zellen festgestellt worden”.

Mulay en Deshpande (1959) lewer ’n besondere bydrae tot die ontogenie en morfologie van die velamen by die Liliaceae. Dit vertoon nie spiraalvormige wandverdikkings nie en is struktureel baie eenvoudig. In baie gevalle word die velamen alleen deur die aanwesigheid van stippels gekenmerk of deur ’n korrelagtige laag teenaan die eksodermis. Die velamen ontwikkel uit die protoderm en die breedte wissel van een tot tien sellae.

Deshpande (1960) ondersoek die velamen by *Agapanthus africanus* (as een van die Amaryllidaceae volgens Hutchinson, 1959), en kom tot die volgende gevolgtrekking: “The presence of fibrillar thickenings in addition to pits on the cell walls of the velamen of the Amaryllidaceae, clearly indicate a structural advance over the velamen of the Liliaceae which has only pits (except *Hemerocallis fulva*)”. Deshpande maak ook ’n besondere studie van die eksodermis by die Liliaceae en die Amaryllidaceae.

Materiaal en Metodes

Sien Pienaar (1968 a, p. 38—39 en 1968 b, p. 92—93).

Ondersoek

Velamen en eksodermis kom voor by die volgende 9 soorte uit 'n groep van 35 soorte wat ondersoek is:

Sub-familie	*Naam van die soort*	Aantal *velamenlae*	Aantal *eksodermislae*
ASPHODELOIDEAE	Bulbinella robusta Kunth	2	3—4
ALLIOIDEAE	Agapanthus campanulatus Leighton	3—5	1
,,	A. caulescens Sprenger	4—5	1
,,	A. comptonii Leighton	4—5	1
,,	A. inapertus Beauv.	3—5	1
,,	A. orientalis Leighton	2—3	1
,,	A. pendulus (L. Bol.) Leighton	3—4	1
,,	A. praecox Willd.	3—5	1
ASPARAGOIDEAE	Asparagus compactus Salter	3	4—5

Die wortels van al die bg. soorte is meerjarig.

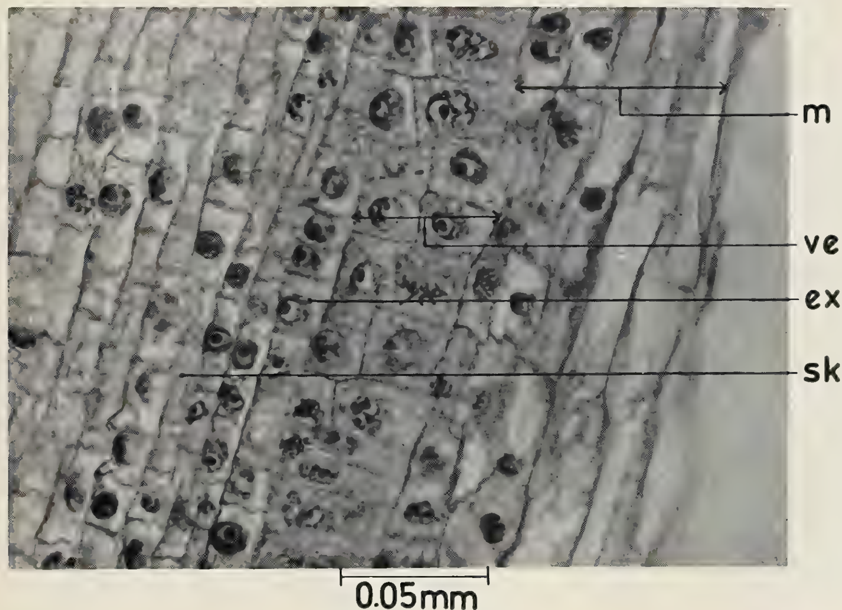


Fig. 1. *Agapanthus praecox*. Radiale lengtesnee van die buitenste sellae van die wortel sowat 0·3 mm vanaf die apikale meristeem: ex, eksodermis; m, wortelmussie; sk, toekomstige skors; ve, protoderm verdeel periklinaal om die velamen te vorm. Let daarop dat die twee sellae van die velamen reeds op hierdie vroeë stadium nie radiaal lê nie.

Velamen

Die velamen ontwikkel deur periklinale verdelings van die protodermselle. By *Agapanthus praecox* (fig. 1) is die eerste periklinale verdelings van die protoderm sowat 0·3 mm vanaf die apikale meristeem. Deur antiklinale selverdelings neem die velamen toe in omtrek saam met die wyerwordende wortel en word die radiale rangskikking van die selle gewoonlik versteur. Hierdie versteuring kan waargeneem word in dwarssneë van volwasse wortels.

Die jong velamenselle het duidelike kerne en 'n digte protoplasmatiese inhoud (fig. 1). Die velamenlae word vir 'n lang afstand agter die apikale meristeem bedek deur die wortelmussie. Waar die wortelmussie nie meer teenwoordig is nie, begin die velamenselle vakuoleer en kan daar wortelhare ontwikkel uit die buitenste laag velamenselle. In die jong toestand is die wortelhare dunwandig, besit 'n protoplasmatiese inhoud en funksioneer waarskynlik as absorbsiestrukture. Wortelhare is nog aanwesig op die velamen van die oudste dele van die wortels by *Bulbinella robusta* en die Agapanthus-soorte (fig. 2). Hierdie blywende wortelhare is soms sonder 'n protoplasmatiese inhoud en die wande

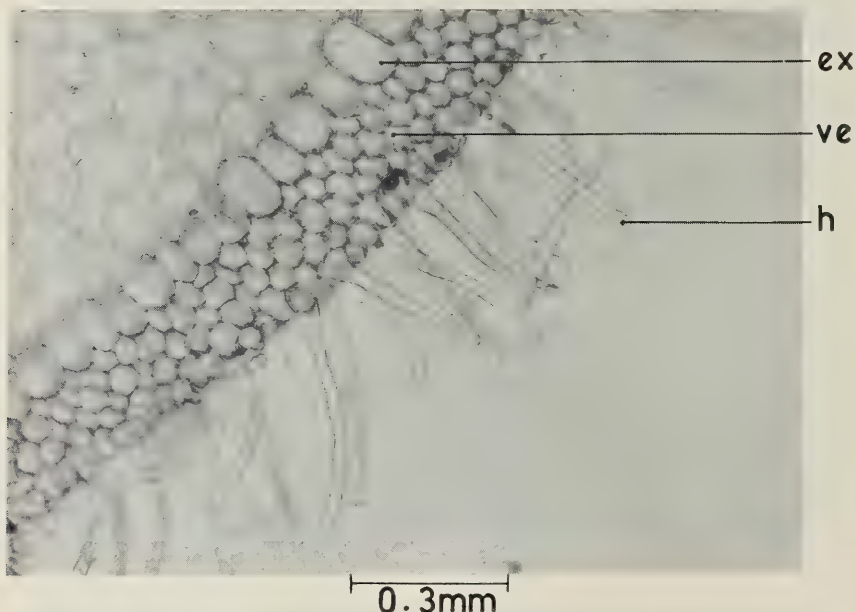


Fig. 2. *Agapanthus comptonii*. Dwarssnee van die buitedeel van die wortel: ex, eksodermis; h, wortelhare; ve, velamen.

is effens verhout (vgl. Cormack, 1962). Sulke wortelhare dien waarskynlik net vir vashegting.

Meeste van die volwasse velamenselle is dood en sonder 'n protoplasmatiese inhoud. Geen intersellulêre ruimtes kom tussen die velamenselle voor nie. Die selle is effens dikwandig en verkurk. In 'n dwarssnee is die selle min of meer veelhoekig en effens radiaal gerangskik. In 'n lengtesnee is die selle verleng, ewewydig met die lengte-as van die wortel (vgl. *Asparagus compactus*, fig. 3).

Geen spiraalvormige wandverdikkings of stippels is in die velamenselle van *Bulbinella robusta* en die Agapanthus-soorte waargeneem nie. By *Asparagus compactus* (fig. 3) is geringe spiraalvormige wandverdikkings en enkele eenvoudige stippels waargeneem.

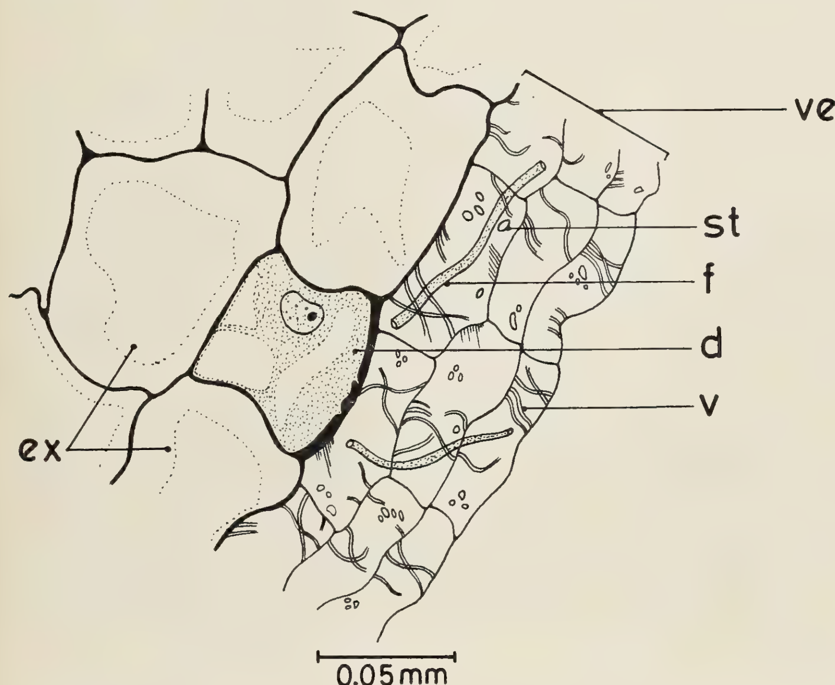


Fig. 3. *Asparagus compactus*. Lengtesnee van 'n gedeelte van die velamen en die eksodermis: ex, eksodermis; d, deurlaatsel; f, hife van 'n fungus; st, stippelopening; v, spiraalvormige wandverdikkings; ve, velamen. Let op die stippels in die verdikte buitenste tangensiale wand van die deurlaatsel.

Hifes van die een of ander fungus is hier en daar waargeneem in die velamenselle en in die dieperliggende sellae by *Asparagus compactus* (fig. 3).

Eksodermis

Aan die binnekant word die velamen altyd afgebaken deur 'n eksodermis, wat uit een of meer sellae bestaan (vgl. tabel hierbo). In die huidige studie word die term eksodermis verkies bo die term „hipodermis" (van Fleet, 1950) vir die subepidermiese skorslaag(-lae) in die wortel, wat differensieer as 'n beskermingsweefsel met suberien in die selwande (vgl. ook Esau, 1953, p. 481 en Deshpande, 1960, p. 598). Ontogeneties is die eksodermis verwant aan die skors, want dit differensieer uit die grondmeristeem en nie uit die protoderm nie (vgl. Pienaar, 1968 a, p. 50).

Die eksodermis bestaan uit twee soorte selle, nl. groot selle wat hier en daar afgewissel word deur kleiner deurlaatselle. Lg. selle is veral duidelik waarneembaar in 'n lengtesnee (vgl. *Asparagus compactus*, fig. 3). In hierdie sneë vertoon die groot eksodermisselle gewoonlik ewewydig verleng met die wortel-as, terwyl die deurlaatselle hulle vorm behou, kort bly en min of meer afwisselend met die groot selle voorkom. By *Bulbinella robusta* en *Asparagus compactus*, waar die eksodermis meer as een sellaag breed is, kom die kleiner deurlaatselle net in die buitenste sellaag voor. Die groot eksodermisselle is in meeste gevalle dood en sonder 'n protoplasmatiese inhoud, terwyl die deurlaatselle 'n duidelike protoplasmatiese inhoud besit. Die buitenste tangensiale en die radiale wande van die eksodermisselle is meesal effens verdik en verkurk. By *Asparagus compactus* (fig. 3) is die buitenste tangensiale wande van die deurlaatselle baie meer verdik as soortgelyke wande van die ander eksodermisselle (sien later).

Die buitenste tangensiale wande van die eksodermisselle by *Agapanthus praecox* (fig. 4) vertoon dun penvormige verdikkings wat reghoekig in die sellumen inskiet.

Eenvoudige stippels kan in die wande van die eksodermisselle voorkom, veral in die buitenste tangensiale wande van die deurlaatselle, bv. by *Asparagus compactus* (fig. 3).

Daar moet op gewys word dat 'n eksodermis ook voorkom by 'n hele aantal soorte wat geen velamen het nie, bv. by *Kniphofia ensifolia* (een laag eksodermisselle) en by *Bulbine caulescens* ('n aantal lae eksodermisselle). (Vgl. Pienaar, 1968 b, p. 94—96).

Bespreking

A. Velamen

(i) *Spiraalvormige wandverdikkings*

Behalwe by *Asparagus compactus*, is spiraalvormige wandverdikkings nie

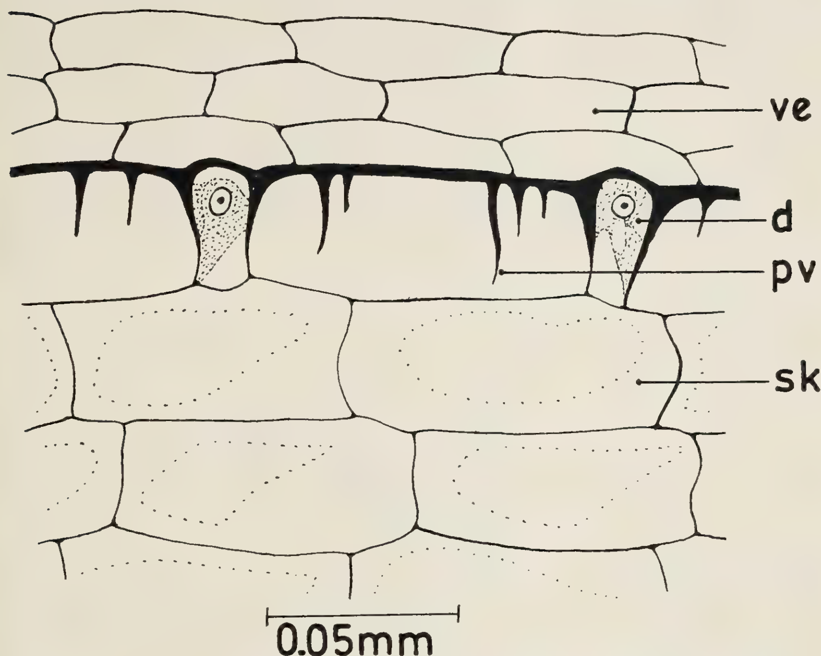


Fig. 4. *Agapanthus praecox*. Radiale lengtesnee van die buitelae van die wortel: d, deurlaatsel, met 'n protoplasmatiese inhoud, in die eksodermis; pv, penvormige verdikkings van die eksodermisselwand wat inskiet in die sellumen; sk, skors; ve, velamen.

waargeneem in die velamen van die huidig ondersoekte soorte nie. Deshpande (1960) ondersoek *Agapanthus africanus* en stel vas dat daar in die velamenselle (5—7 lae breed) wel spiraalvormige wandverdikkings aanwesig is. In die huidige ondersoek is sewe Agapanthus-soorte ondersoek en by nie een van die soorte is daar sodanige wandverdikkings in die velamen waargeneem nie. Dit is ook die geval by die velamen van *Bulbinella robusta*. By hierdie soorte kon die velamen dus net uitgeken word as 'n weefsel wat meer as een sellaag breed is en wat ontstaan het uit die protoderm, m.a.w. dit is 'n meerlagige epidermis.

Mulay en Deshpande (1959) skryf soos volg oor 'n eenlagige velamen by die Liliaceae: "Many plants in the present investigation possess one-layered velamen. All these species possess thickenings characteristic of velamen". Die soorte wat deur hulle ondersoek is en waar 'n eenlagige velamen geïdentifiseer is, sluit o.m. in: *Dracaena angustifolia, Chlorophytum elatum, Anthericum*

variegatus en *Sansevieria hahnii.* Ander soorte van dieselfde genera is in 'n vorige ondersoek (Pienaar, 1968 b) bestudeer, maar geen velamen is waargeneem nie. Daar is ook nie spiraalvormige wandverdikkings in die epidermisselle nie. Ongelukkig dui bg. navorsers nie hierdie wandverdikkings in hulle sketse aan nie en word daar aan die anderkant in die opsomming gesê: "In Liliaceae velamen is structurally very simple and is characterised by pits only". Goebel (1922) stel dit ook dat die aanwesigheid van spiraalvormige wandverdikkings nie 'n essensiële faktor is om velamen uit te ken nie, in al die gevalle waar dit aan die binnekant afgebaken word deur 'n duidelike eksodermis.

(ii) *Dekselle en Komplementêre selle*

Mulay en Deshpande (1959) skryf ook: "Another feature of interest is the presence of two small covercells just above the passage cell which are formed

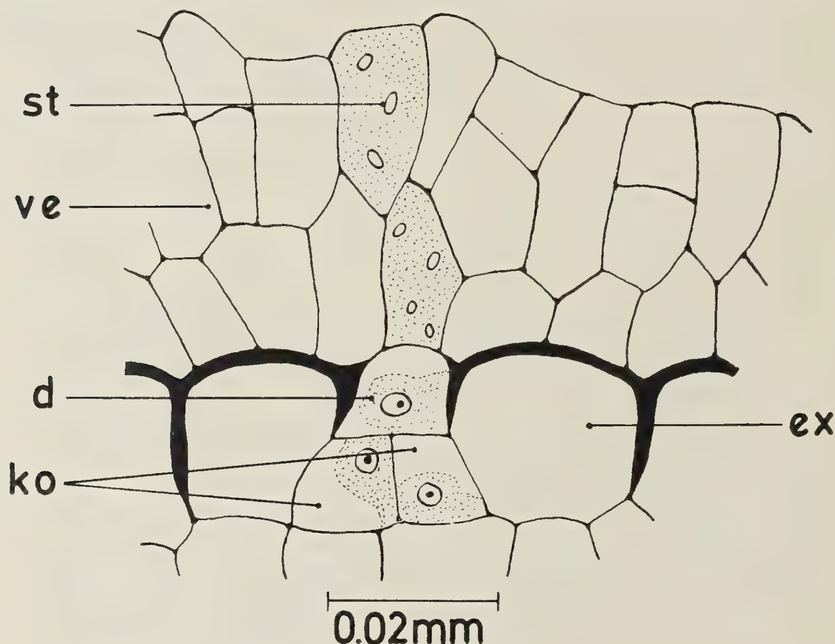


Fig. 5. *Sansevieria thyrsiflora.* Dwarssnee van die buitelae van die wortel: d, deurlaatsel met 'n dun buitenste tangensiale wand en 'n protoplasmatiese inhoud; ex, eksodermis, waarvan die buitenste tangensiale wande en die radiale wande verdik is; ko, komplementêre selle; st, stippels in die velamen (ve). (Nageteken uit: Mulay en Deshpande, 1959).

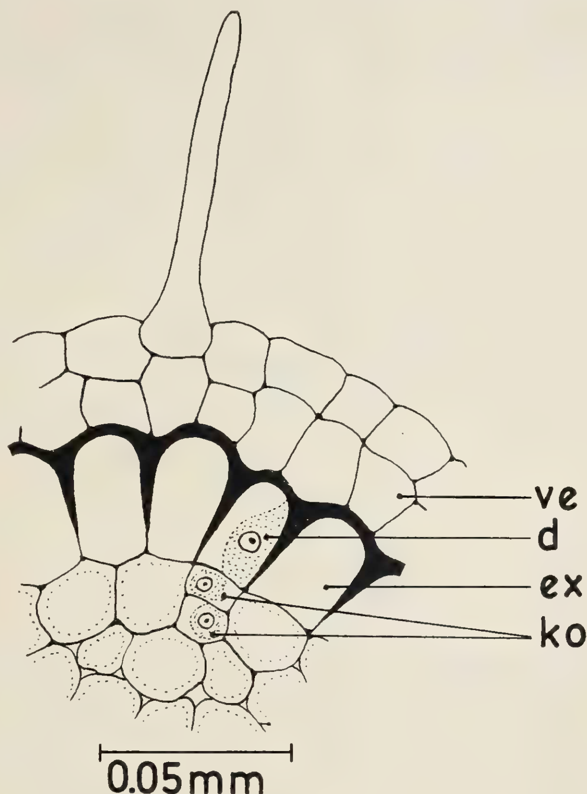


Fig. 6. *Agapanthus orientalis*. Dwarssnee van 'n gedeelte van die buitedeel van die wortel: d, deurlaatsel in die eksodermis (ex); ko, moontlike komplementêre selle; ve, velamen met o.m. 'n wortelhaar.

from the velamen cells. Just beneath the passage cells also there occur one or two small cells called complementary cells which are formed from the passage cell. These cells possess nuclei and cytoplasm". (Sien fig. 5). Dekselle is nie waargeneem by die velamen in die huidige ondersoek nie. Komplementêre selle kom moontlik voor by *Agapanthus orientalis* (fig. 6). Hulle word nie heeltemal as komplementêre selle beskou nie omdat hulle nie in dieselfde laag as die eksodermis lê nie (vgl. fig. 6 met fig. 5). Dit is ook nie seker of hulle uit die deurlaatsel gevorm is nie, hoewel hulle in dieselfde radiale selry lê.

(iii) *Korrelrige stof*

'n Verdere kenmerk waarna Mulay en Deshpande (1959) en Deshpande (1960) verwys, is die aanwesigheid van 'n korrelrige stof ("granular matter") in die velamenselle wat grens teenaan die eksodermisselle (fig. 7). Volgens Mulay

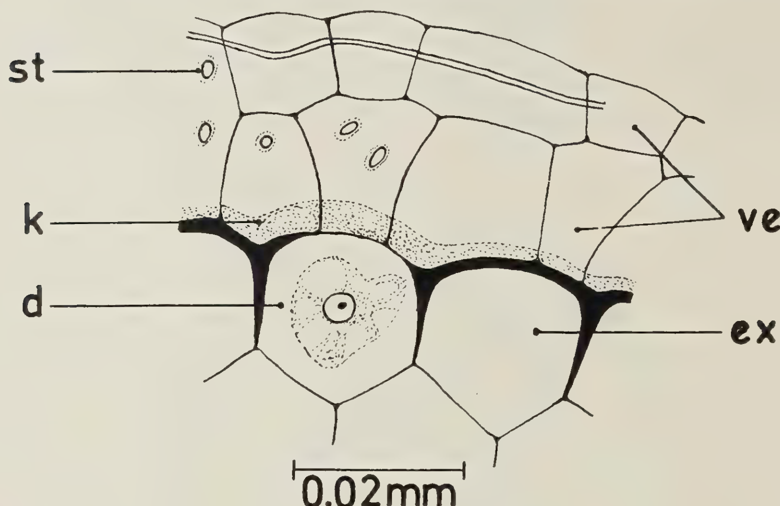


Fig. 7. *Polygonatum oppositifolium.* Dwarssnee van die buitelae van die wortel: d, deurlaatsel met 'n dun buitenste tangensiale wand en 'n protoplasmatiese inhoud; ex, eksodermis; k, korrelrige stof; st, stippels in die velamenselle (ve). In lg. kom ook 'n hife van 'n fungus voor. (Nageteken uit Mulay en Deshpande. 1959).

en Deshpande (1959) stem hierdie korrelrige stof ooreen met dié gevind deur Goebel (1922) by *Aspidistra elatior* en *Anthurium ellipticum*, maar blykbaar nie met die "fibrous bodies" van Haberlandt (1914, p. 234, fig. 90) nie. In die huidige ondersoek is sodanige korrelrige stof nie by een van die soorte met 'n velamen waargeneem nie.

In hulle sketse van die plantsoorte met 'n velamen wat net een sellaag breed is, toon Mulay en Deshpande (1959) en Deshpande (1960) een of meer van die volgende kenmerke aan: korrelrige stof, stippels, komplementêre selle (nêrens dekselle nie) en altyd 'n eksodermis aan die binnekant van die velamen. Dit wil dus voorkom of een of meer van hierdie kenmerke voldoende is om 'n eenlagige velamen uit te ken, volgens hierdie outeurs.

Die velamen by die huidig ondersoekte soorte van die Liliaceae kan hoofsaaklik uitgeken word as 'n oppervlakkige weefsel wat 'n aantal sellae breed is, m.a.w. die "multiseriate epidermis" van Eames en MacDaniels (1947)

en van Esau (1953), en dit is sonder korrelrige stof, dekselle of wandverdikkings maar altyd met 'n eksodermis aan die binnekant van die velamen. Geringe wandverdikkings en eenvoudige stippels is egter waargeneem by *Asparagus compactus*, en moontlike komplementêre selle by *Agapanthus orientalis*.

B. Dikwandige deurlaatselle in die eksodermis

Nieteenstaande die algemene opvatting dat die deurlaatselle in die eksodermis dunwandig is, is daar in die huidige ondersoek en in 'n vorige ondersoek (Pienaar, 1968, b) vasgestel dat dit nie altyd die geval by volwasse dele van die wortels is nie, bv. by *Asparagus compactus*, *Anthericum galpinii*, *Kniphofia ensifolia*, *Haworthia tessellata* en *Veltheimia deasii*. By hierdie soorte is die buitenste tangensiale wande van die deurlaatselle meer verdik as die buitenste tangensiale wande van die ander eksodermisselle. Soortgelyke deurlaatselle is ook waargeneem deur Mulay en Deshpande (1959) by *Hemerocallis fulva*. Die verdikte wande mag ook effens of meer verkurk wees. Die deurlaatselle besit 'n protoplasmatiese inhoud.

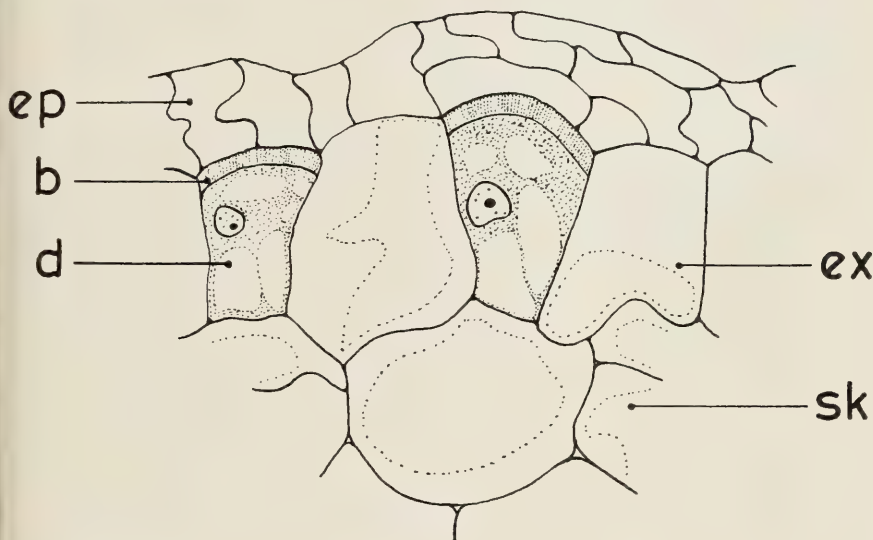


Fig. 8. *Hoya carnosa*. Dwarssnee van die buitenste lae van die lugwortel: b, verdikte, fyn geperforeerde buitewand van die deurlaatsel (d) in die eksodermis (ex); ep, epidermis; sk, skorsparenchiem. (Nageteken uit: Von Guttenberg, 1956, p. 100).

Von Guttenberg (1965, p. 99, fig. 96, 99) beskryf ook deurlaatselle van die eksodermis met 'n protoplasmatiese inhoud en sterk verdikte buitenste tangensiale wande by *Hoya carnosa* (vgl. fig. 8) en by *Clivia nobilis*. (Vgl. ook *Clivia caulescens*, Pienaar, 1968 b). Von Guttenberg sê dat hierdie verdikte buitewande deurlaatbaar is en dat 'n suberienlamella afwesig is. Die verdikte buitewand is egter fyn geperforeer. Dat die wande van die eksodermisselle wel verkurk mag wees, word beskryf deur Haberlandt (1914, p. 233).

In die jong (onvolwasse) wortels van die huidig ondersoekte soorte bestaan die eksodermis ook uit groot selle en kleiner deurlaatselle, maar die selwande is almal dun en nie verkurk nie. Die verdikking en verkurking van die selwande begin eers in die ouer dele van die wortels. Of hierdie dele van die wortels nog water uit die grond opneem, is nie duidelik nie. (Vgl. ook Pienaar, 1968 b, p. 106).

Geen bande van Caspary, soos waargeneem deur Deshpande (1960) in die eksodermisselle van sommige soorte wat hy ondersoek het, is in die huidig ondersoekte soorte waargeneem nie.

Die aanwesigheid van eenvoudige stippels in die wande van die eksodermisselle, bv. by *Asparagus compactus*, stem ooreen met die bevindings van Deshpande (1960) vir die eksodermis van soorte van die Liliaceae en die Amaryllidaceae wat hy ondersoek het.

Opsomming

1. Waar 'n velamen by die ondersoekte soorte voorkom, is dit meer as een sellaag breed en 'n produk van die protoderm.
2. Wortelhare kom voor op die velamen selfs in baie ou dele van die wortels (naby die basis van die wortel).
3. Behalwe vir effense wandverdikkings by *Asparagus compactus*, is spiraalvormige wandverdikkings nie waargeneem in die velamenselle nie. Stippels mag voorkom in die velamenselle, bv. by *Asparagus compactus*.
4. 'n Eksodermis (een of meer sellae breed) grens teenaan die binnekant van die velamen en dit is deel van die skors. Geen bande van Caspary is in die eksodermisselle waargeneem nie.
5. By sommige soorte, bv. *Asparagus compactus*, is die buitenste tangensiale wande van die deurlaatselle in die eksodermis meer verdik en verkurk as die wande van die ander eksodermisselle.
6. Geen korrelrige stof of dekselle is waargeneem by die huidig ondersoekte soorte nie. Komplementêre selle kom moontlik voor by een van die ondersoekte soorte, nl. by *Agapanthus orientalis*.
7. Struktureel is die velamen by die huidig ondersoekte soorte van die Liliaceae eenvoudiger as die velamen by sommige soorte van die Orchidaceae en

die Amaryllidaceae (vgl. *Clivia caulescens*, Pienaar, 1968 b, fig. 12), omdat duidelike spiraalvormige wandverdikkings afwesig is.

8. 'n Onbekende fungus-soort is waargeneem in die velamenselle van *Asparagus compactus*.

LITERATUURVERWYSINGS

ARBER, A. 1925. Monocotyledons. A morphological study. Cambridge, Cambridge University Press.

CORMACK, R. G. H. 1962. The development of root hairs in Angiosperms. Bot. Rev. **28**: 3.

DESHPANDE, B. D. 1960. Velamen in terrestrial monocots. II. Ontogeny and morphology of velamen in the Amaryllidaceae with a discussion on the exodermis in Amaryllidaceae and the Liliaceae. J. Indian Bot. Soc. **39** (4): 593—600.

EAMES, A. J. AND MACDANIELS, L. H. 1947. An introduction to plant anatomy (2nd edition). New York, McGraw-Hill.

ESAU, K. 1953. Plant anatomy. New York, John Wiley & Sons, Inc.

GOEBEL, K. 1922. Erdwurzeln mit Velamen. Flora **15**: 1—26.

HABERLANDT, G. 1914. Physiological plant anatomy. Engl. transl. London, Macmillan.

HUTCHINSON, J. 1959. The families of flowering plants. II. Monocotyledons. Oxford, Clarendon Press.

MULAY, B. N. & DESHPANDE, B. D. 1959. Velamen in terrestrial monocots. I. Ontogeny and morphology of velamen in the Liliaceae. J. Indian Bot. Soc. **38** (3): 383—390.

PAX, F. & HOFFMANN, K. 1930. Amaryllidaceae. In: A. Engler & K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl., Bd. **15** a: 391—430.

PIENAAR, K. J. 1968 a. 'n Anatomiese en ontogenetiese studie van die wortels van Suid-Afrikaanse Liliaceae. I. Die struktuur van die meristematiese wortelpunt en die oorsprong en differensiasie van die primêre weefsels. J. S. Afr. Bot. **34** (1): 37—60.

PIENAAR, K. J. 1968 b. 'n Anatomiese en ontogenetiese studie van die wortels van Suid-Afrikaanse Liliaceae. II. Die anatomie van die volwasse bywortels. J. S. Afr. Bot. **34** (2): 91—110.

RYWOSCH, S. 1909. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monokotylen. Z. Bot. **4**: 253.

VAN FLEET, D. S. 1950. A comparison of histochemical and anatomical characteristics of the hypodermis with the endodermis in vascular plants. Amer. J. Bot. **37**: 721—725.

VON GUTTENBERG, H. 1956. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin, Akademie-Verlag.